УДК 631.417. : 631.46 : 631.417.2 : 631.416 :.631.811

А. И. Попов, О. Г. Чертов

О ТРОФИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВ

Введение. С. П. Кравков [1899] считал, что основной вопрос физиологии растений и связанных с нею прикладных наук состоит в том, чем питаются растения — твердыми частицами почвы (после перевода

их в раствор корневыми выделениями) или же они ассимилируют лишь вещества, уже находящиеся в почвенном растворе? Является ли первый способ питания растений жизненной функцией второго порядка, т. е. вынужденной, происходящей в критическое время борьбы за существование? Далее он, продолжая свою мысль, резюмировал, что детальное изучение тех требований, которые предъявляются растениями к окружающей среде, с одной стороны, и точное знакомство с той ролью, которую играют в физиологии и морфологии растений составные функции этой среды, с другой — вот те две обширные области, которые со временем прольют яркий свет на весьма многие спорные вопросы.

Из истории почвоведения известно, что вопросу питания растений уделялось достаточно много внимания. Так, довольно долго существовала «теория гумусового питания растений», научно обоснованная и развитая А. Тэером. Затем она была оттеснена теорией минерального питания растений, выдвинутой Ю. Либихом. Открытие фотосинтеза способствовало утверждению идей Ю. Либиха и поставило под сомнение правомочность учения А. Тэера. Тем не менее плодородие почв попрежнему связывают с содержанием в них органического вещества, особенно его специфического компонента — гумуса [Александрова Л. Н., 1980; Кононова М. М., 1963; Лыков А. М., 1983; Тюрин И. В., 1965, и др.]. При этом роль органического вещества в плодородии почв определяется: а) мобилизацией элементов минерального питания растений и углекислого газа (при минерализации органического вещества почв) и их дальнейшей ассимиляцией растениями; б) созданием благоприятных физических, физико-химических и химических условий для произрастания растений; в) обеспечением почвенной биоты веществом и энергией.

Объясняя экологическую роль гуминовых веществ почвы, Д. С. Орлов [1990] выделил следующие важнейшие их функции: аккумулятивную, транспортную, протекторную и физиологическую. На наш взгляд, можно было бы говорить и о трофической (применительно к растениям) функции органического вещества почв. Однако эта функция еще менее изучена (даже в теоретическом аспекте), чем физиологическая [Гуминовые ..., 1993].

В связи с этим целью данной работы было на основании анализа фактического материала, представленного в современной научной литературе, и теоретических положений акад. А. М. Уголева [1991] охарактеризовать трофическую функцию органического вещества почв.

Анализ проблемы. Мы полагали, что логично начать рассмотрение фактического материала, связанного с затронутым вопросом, с изложения позиций трофологии — новой междисциплинарной науки, развитой А. М. Уголевым [1991]. Согласно этой теории многие закономерности питания живых организмов (животных, растений, микроорганизмов и др.) являются общими: 1) питание подразделяется на эндо- и экзотрофию; 2) питание осуществляется на основе универсальности строительных и функциональных блоков; 3) у биотрофов (гетеротрофов) ассимиляторные процессы при эндо- и экзотрофии сходны, а у абиотрофов (фотосинтезирующих организмов) — различны; 4) для каждого вида обязательна двойная трофическая связь, т. е. процветание вида возможно лишь при наличии в трофической цепи предшествующего (источник пищи) и последующего (поглотитель особей данного вида) звеньев.

Кроме того, А. М. Уголевым установлены универсальность и общие закономерности основных ассимиляторных процессов. Видовые приспособления и особенности питания на этапе химической обработки пищи базируются на процессах трех типов: во-первых, на деградации пищевых веществ за счет ферментов хозяина (внеклеточное, внутриклеточное: молекулярное и везикулярное, а также мембранное пищеварение), во-вторых, на эффектах симбиотрофии и, в-третьих, на индуцированном автолизе, т. е. на воздействии ферментов пищевого объекта.

Под питанием принято понимать совокупность процессов в живых организмах, связанных с поступлением (всасыванием) и усвоением (ассимиляцией) пищевых веществ (нутриентов). Процессу всасывания нутриентов обычно предшествует пищеварение — разрушение (деполимеризация) крупных органических соединений до удо-

ботранспортируемых молекул, которые представляют собой универсальные строительные и функциональные блоки.

К сожалению, трофосистема растений рассмотрена А. М. Уголевым не так подробно и обстоятельно, как питание облигатных гетеротрофных организмов. Тем не менее он считал, что полностью автотрофных организмов, т. е. тех, которые синтезируют все необходимые органические компоненты из неорганических веществ, фактически не существует. При этом фотосинтезирующие организмы нельзя считать полными автотрофами хотя бы по следующим двум причинам: 1) зеленые растения обычно не способны к фиксации азота из атмосферы, поэтому они используют такие нутриенты, как неорганические соединения азота биогенного происхождения (продукты метаболизма микроорганизмов, образующиеся при утилизации последними отмерших остатков других организмов и при несимбиотической азотфиксации [Мишустин Е. Н. и др., 1975]), 2) к гетеротрофии относится и эндотрофия — питание за счет внутренних депо и структур собственного тела, например темновая фаза (дыхание) растений; использование запасных веществ семядолей и эндосперма при прорастании семян и т. д.

Используя вышеизложенное в качестве базовых положений, мы попытались конкретизировать некоторые детали возможного биотрофного питания фотосинтезирующих растений. Для этого надо было выяснить следующее: 1) ассимилируют ли растения органические соединения? Если — да, то 2) существует ли у растений пищеварение в широком смысле (т. е. предварительная обработка пищевого субстрата)?

В научной литературе, начиная с конца 19-го века и по настоящее время, приводится огромное число фактов поглощения зелеными растениями органических веществ естественного, искусственного и даже синтетического происхождения [Александрова И. В., 1972; Алешин С. Н., Тюнеева Т. Н., 1956; Ваксман С. А., 1937; Гуминский С., 1968; Карпухин А. И., 1979, 1990; Кефели В. И., Турецкая Р. Х., 1965; Климова А. А., Комиссаров И. Д., 1971; Кононова М. М., Дьяконова К. В., 1960; Курсанов А. Л., 1946; Курсанов А. Л. и др., 1946, 1948; Нефедов Г., 1897; Петербургский А. В., 1963; Поспишил Ф. и др., 1981; Ратнер Е. И. и др., 1956; Ратнер Е. И., Смирнов А. М., 1966; Ратнер Е. И., Ухина С. Ф., 1961, 1963; Рыжиков С. В. и др., 1991; Христева Л. А., 1951, 1955; Flaig W., 1978; Schnitzer M., Poapst P. A., 1967, и др.].

Поглощаемые и ассимилируемые растениями органические вещества можно условно разделить на несколько групп: 1) моно- и олигомеры — составляющие биологических макромолекул (глюкоза, сахароза, амины, аминокислоты, гетероциклические соединения, глицерин, карбоновые кислоты и т. д.), т. е. строительные блоки; 2) гетероолиго- или полимеры, являющиеся физиологически активными веществами (гормоны, стимуляторы и ингибиторы роста растений, витамины, антибиотики, белки, в том числе ферменты, и т. д.), т. е. функциональные блоки; 3) химически выделенные из каустобиолитов гумусовые кислоты, которые, будучи гетерополимерами, обладают выраженным физиологическим эффектом, хотя биологическая целесообразность поглощения этих веществ в литературе не была объяснена достаточно ясно.

Отметим, что молекулярная масса некоторых поглощаемых растениями органических соединений достигает нескольких десятков тысяч дальтон (относительных единиц молекулярной массы). Следовательно, на первый вопрос можно ответить положительно.

Каковы же механизмы биотрофного питания растений? Начнем с пищеварения. С эволюционной точки зрения [Horowich N. H., 1945 — цит. по Уголеву А. М., 1991] первые живые организмы были гетеротрофами, а несколько позднее появились специализированные фотосинтезирующие организмы, в том числе и растения. В силу этого зеленые растения должны были сохранить те или иные существовавшие ранее виды пищеварения. Наиболее ярким примером для подтверждения предыдущего высказывания может служить эвглена зеленая (Euglena viridis.) — этот организм, имеющий хлоропласты, способен и к миксотрофному питанию. Другим примером могут быть насекомоядные растения (росянковые (Droseraceae), пузырчатковые (Lentibulariaceae), кувшиночниковые (Nepenthaceae), саррацениевые (Sarraceniaceae) и др.) и высшие растения-фитопаразиты (омеловые (Viscaceae), заразиховые (Orobanchaceae), повиликовые (Cuscutaceae), раффлезивые (Rafflesiaceae) и др.). В этих случаях наличие пищеварения (внеклеточного и мембранного) особенно очевидно. Третьим примером может служить микосимбиотрофизм растений — явление, которое широко распространено в природе. Так, по И. А. Селиванову [1981], около 80% видов растений, относящихся к 160 семействам, микотрофны. Важной особенностью микотрофных растений является переваривание ими некоторых частей гриба (по Уголеву А. М. — внутриклеточное и мембранное пищеварение). Кроме того, как следует из работ конца 19-го века [см.: Селиванов И. А., 1981], грибные нити могут доставлять растениям не только воду и минеральные соединения, заменяя корневые волоски, но и органические вещества, которые грибы получают из почвенного органического вещества. Иначе говоря, зеленые растения получают органические соединения из почвенного перегноя через микоризу (симбионтное пищеварение с симбионтным питанием).

На наш взгляд, даже у безмикоризных растений существуют еще по крайней

мере две разновидности биотрофии. Это случаи, когда деполимеризацию пищевого субстрата, в частности почвенного органического вещества, растение осуществляет либо с помощью самих корневых выделений, либо с помощью ризосферных микроорганизмов.

В 1937 г. С. П. Кравков [1978] писал, что в процессе питания растений принимает участие не только жидкая, но и твердая фаза почвы, причем последняя становится доступной растениям или непосредственно — благодаря растворяющему действию корневых выделений, или же косвенным путем — в силу изменения растениями состава почвенного раствора, как следствия поглощения из него различных соединений.

Растение выделяет в наружную среду от 2 до 17% притекающих в корни органических соединений [Саламатова Т. С., Зауралов О. А., 1991], что составляет до 5% от всей сухой массы растений [Петербургский А. В., 1963] и на 20—50% больше, чем количество углерода, приходящееся на корневые остатки [см. обзор: Кирюшин Б. Д., 1981]. Интенсивность выделения корневых эксудатов у разных растений от 7,5 до 55 кг/(га·сутки) [Kofoed A., 1981]. В состав корневых выделений входят [Саламатова Т. С., Зауралов О. А., 1991; Scheffer F. e. a., 1962, и др.]: 1) органические кислоты; 2) аминокислоты; 3) углеводы в виде водорастворимых соединений (моно- и дисахариды) и в виде слизей (фукозы, галактозы, глюкуроновые и галактоуроновые кислоты); 4) витамины; 5) ингибиторы и стимуляторы роста растений и микроорганизмов; 6) ферменты; 7) монотерпеновые углеводороды (особенно у хвойных растений). Корневые выделения значительно подкисляют среду. Известны опыты конца 19-го — начала 20-го столетия, описанные С. П. Кравковым [1978], демонстрировавшие коррозионно-гидролитическое разъедание мрамора, доломита, магнезита, фосфорита и даже гранита корневыми эксудатами живых растений.

Вместе с тем отмечается [Аристовская Т. В., 1980; Мишустин Е. Н., 1975; Haider K., Martin J. P., 1979; Woldendorp J. W., 1978, и др.] значительное превышение численности свободноживущих микроорганизмов вокруг корневых волосков, так называемый ризосферный эффект. Ризосферные микроорганизмы активно участвуют в трансформации органического вещества почвы, в частности в его деструкции и минерализации, т. е. в его деполимеризации, и способствуют усвоению растениями органических соединений и других нутриентов [Estermann E. F., McLaren A. D., 1961]. Кроме того, Н. А. Красильников [1958] считал доказанным, что ризосферные микроорганизмы потребляют корневые выделения растений, а взамен растения получают от них витамины и другие активные вещества. Другими словами, в соответствии с теорией А. М. Уголева, данное явление также относится к симбионтному пищеварению с симбионтным питанием.

По нашему мнению, можно провести аналогию между функционированием пищеварительной системы облигатных гетеротрофных организмов (особенно с внутриполостным пищеварением) и работой корневой системы растений. В обоих случаях наблюдается сильное подкисление пищевого субстрата (и желудочным соком, и корневыми эксудатами), а значит, и активизация гидролитических ферментов, приводящая к деполимеризации крупных органических соединений. Интересно отметить, что на отдельных этапах пищеварения для стимуляции кишечных микроорганизмов в кишечнике животных наблюдается экскреция аминокислот [Уголев А. М., 1991]. Возможно, этим же объясняется наличие аминокислот в корневых эксудатах. Выражаясь иначе, корневая система — это фактически «экзожелудок» растений.

Следовательно, отвечая на второй вопрос, надо сделать заключение, что фотосинтезирующие растения можно считать факультативно-биотрофными организмами с внеклеточным симбионтным пищеварением и симбионтным питанием. Факт же поступления в растения органических веществ с высокой молекулярной массой может свидетельствовать о наличии и внутриклеточного везикулярного пищеварения.

Широко известно, что органическое вещество почв представляет собой сложный комплекс индивидуальных и специфических (гуминовых) веществ, а также продуктов их взаимодействия с минеральной частью почвы. На долю гуминовых веществ в составе почвенного органического вещества приходится 70—80% [Александрова Л. Н., 1980; Гришина Л. А., 1986; Кононова М. М., 1963; Орлов Д. С., 1990; Flaig W. e. a., 1975; Schnitzer M., 1978, и др.]. Д. С. Орлов [1990] приводит следующие обобщенные статистические характеристики структурной ячейки гуминовых кислот: 1) минимальная молекулярная масса — около 1500 дальтон при 4 атомах азота, один из которых принадлежит гидролизуемой, а другой — негидролизуемой аминокислоте, остальные атомы азота входят в гетероциклические соединения; 2) часть соединений азота имеет феноксазоновую природу, часть представлена аминокислотами, непосредственно связанными с фенольными кольцами; 3) доля гидролизуемой части составляет 45%, в том числе 6% приходится на аминокислоты и до 25% — на углеводы; 4) число конденсированных ядер не более двух, причем наиболее вероятны изолированные бензольные кольца; 5) шестичленные циклы представлены главным образом трех- и четырехзамещенными структурами, а при наличии двойных связей в боковых цепях соответствуют составу продуктов распада ряда исходных веществ (лигнинов, катехинов, дубильных веществ); 6) шестичленные циклы соединены мостиками с двойными связями; 7) развита цепь сопряженных связей (заметим, что с позиций

квантовой биохимии [Пюльман А., Пюльман Б., 1964] все основные проявления жизни и все основные биохимические соединения, связанные с важнейшими функциями, состоят полностью или частично из систем с сопряженными связями); 8) построенная из подобных фрагментов молекула гуминовых кислот должна иметь вытянутую форму, при этом она может обладать необходимой гибкостью для изменения своего состояния при высушивании или образовании солей.

Другими словами, с точки зрения вещественного состава, гумусовые кислоты представляют собой арилгликопротеидные полимеры, содержащие гетероциклические соединения азота и некоторые другие органические соединения.

Сходным вещественным составом характеризуются и меланиновые пигменты (меланогликопротеиды) грибов, актиномицетов и микроорганизмов [Данильчик Н. И., 1972; Запрометнова К. М., 1971; Звягинцев Д. Г., Мирчинк Т. Г., 1986; Саиз-Гименес С., Мартин Ф., 1979; Baily J.-B., 1979; Linhares L. F., Martin J. P., 1979; Saiz-Jimenez C. e. a., 1979, и др.], которые так же, как и гумусовые кислоты, обладают физиологической активностью относительно растений [Лях С. П., 1981].

Как известно [Кларксон Д., 1978], клеточная стенка растений представляет собой пористую отрицательно заряженную сетку углеводной природы. Поэтому для того чтобы органические олиго- или полимеры беспрепятственно проходили через клеточную стенку, кроме сравнительно небольших размеров (около нескольких тысяч дальтон), они должны быть электронейтральными при конкретных значениях pH (или, в крайнем случае, иметь небольшой положительный заряд), не иметь сродства к углеводам и быть гидрофильными.

По нашему мнению, такими свойствами могут обладать арилгликопротеиды. Так, эти соединения (гетероолиго- или полимеры) благодаря углеводным фрагментам и при сравнительно небольшой молекулярной массе (не больше нескольких тысяч дальтон) достаточно гидрофильны. Отрицательный же заряд арилгликопротеидов, обусловленный карбоксильными и фенолгидроксильными функциональными группами, может быть нейтрализован неорганическими или органическими катионами. Исходя из того, что соли гумусовых кислот с поливалентными металлами плохо растворимы или нерастворимы в водных растворах (за исключением хелатных соединений), что значительно затрудняет их транспорт, нейтрализация арилгликопротеидных образований вероятней всего может осуществляться с помощью ионов аммония или щелочных металлов. Органическими же катионами могут служить соединения типа аминов. Заметим, что Л. А. Христева [1947] отмечала снижение отрицательного действия больших доз азотных удобрений малыми дозами гумата натрия, а Д. Кларксон [1978] приводит факты «зарастания» пор клеточной стенки корневых систем растений лигнином (вероятно, это происходит в тех случаях, когда вышеприведенные условия не выполняются).

Арилгликопротеидные олиго(поли)меры, способные к транспорту через растительную клеточную стенку, могут образовываться за счет: 1) деструкции специфического компонента почвенного органического вещества (гуминовых веществ и меланинового пигмента); 2) синтеза из фенолов (фенилпропановых фрагментов лигнина), гетероциклических азотсодержащих соединений, аминокислот и углеводов (последние две группы органических соединений могут быть и продуктами микробного синтеза или метаболизма, и входить в состав корневых выделений).

Деструкция гуминовых веществ в почве зависит от их химического состава и физического состояния (развитости трехмерной пространственной структуры макромолекул) и осуществляется под действием ферментов, входящих в состав корневых выделений или ферментов почвенной биоты, причем активность микроорганизмов может усиливаться опять же за счет органических соединений ризоэксудатов, т. е. корневые выделения выполняют в этом случае определенную регуляторную функцию.

Кроме того, известно [Дьяконова К. В., 1962; Карпухин А. И., 1990; Flaig W., Söchtig H., 1962, и др.], что органические соединения могут способствовать поступлению в растения неорганических веществ.

Следовательно, трофическая функция органического вещества почв заключается в том, что, во-первых, оно является поставщиком готовых азотсодержащих органических соединений (входящих в состав арилгликопротеидных олиго(поли)меров), которые поглощаются и ассимилируются растениями; во-вторых, оно облегчает транспорт неорганических (минеральных) веществ в растения.

Следует добавить, что особое внимание при рассмотрении механизмов питания растений в наземных экосистемах необходимо уделить и роли микоризы. К сожалению, микотрофия остается как бы вне поля зрения агрономической науки, хотя по этому вопросу в настоящее время накоплен огромный экспериментальный материал. Сущность этого вопроса заключается в следующем. Во-первых, микотрофия является чрезвычайно широко распространенным типом симбиотических взаимоотношений между высшими растениями и грибами как в географическом плане, охватывая все биомы суши, так и в таксономическом отношении, поскольку большинство растений имеют микоризы [Селиванов И. А., 1981]. В частности, микотрофия — характерный признак функционирования всех лесов мира. Может быть поэтому в почвах лесных экосистем «не работает» агрономическая концепция «подвижных элементов питания

растений» [Чертов О. Г., 1981]. Во-вторых, в естественных условиях микотрофное питание является основным каналом поступления азотных и фосфорных соединений в высшие растения путем потребления этих элементов в органической форме [см. Селиванов И. А., 1981], а также, что, как правило, не акцентируется исследователями, — потребления готовых органических веществ (структурных или функциональных блоков): в обмен на вырабатываемые растениями сахара грибы снабжают их ростовыми веществами (гормонами, витаминами и проч.), ферментами, аминокислотами, пигментами и др., в том числе, надо полагать, содержащими циклические и ароматические соединения и атомы азота и фосфора.

Концепция органического питания растений. Трофическая функция органического вещества почв тесно связана с трофической функцией самой почвы — ее плодородием. Ибо с почвенным органическим веществом связан не только углеродный, но и азотный, и минеральный круговороты нутриентов растений. Мы полагаем, что существование случаев потребления растениями органических соединений с позиций трофологии (растения как автотрофы с факультативным биотрофным симбиотическим питанием) значительно расширяет представления о питании растений и о путях его регулирования. В частности, помимо основного известного цикла углерода: растения → опад и отпад (почва) → → гумус → углекислый газ → растения, существует второй цикл углерода (в первую очередь ареновых соединений — например, фенилпропановых фрагментов лигнина): растения → опад и отпад (почва) → → гумус → арилгликопротеидные олиго(поли)меры (нутриенты) → → растения, который является также дополнительным циклом и азота. При подключении в эту трофосистему фитофагов цепь удлиняется, но суть ее не меняется, изменяются лишь состав и количество поступающего в почву органического материала.

Предполагаемый путь лигнинового (фенилпропанового, т. е. аренового) и азотного дополнительного цикла в экосистемах заключается в следующем. Растительный опад и отпад попадают в почву, часть этого растительного материала минерализуется до углекислого газа, воды и неорганических соединений азота, а часть гумифицируется. Гумифицированный материал (в том числе и меланиновые пигменты) со временем гидролизуется (либо под действием почвенного раствора, либо под действием ферментов почвенной биоты) с образованием арилгликопротеидов. Возможен синтез арилгликопротеидов из простых органических соединений (фенолов, аминокислот, углеводов и др.). При недостаточно активном образовании указанных соединений растение с помощью корневых выделений, с одной стороны, стимулирует деятельность ризосферных организмов, а с другой — «само» гидролизует почвенный материал. При недостатке влаги в почве, по всей видимости, эффективность этих процессов ослабевает. Интересно, что Л. А. Христева и Н. В. Лукьяненко [1962] отмечали наибольший эффект гуминовых удобрений в засушливые годы.

Итак, в результате трансформационных процессов в почвенном растворе в ризосфере образуются гидрофильные арилгликопротеидные олиго(поли)меры, которые способны к переносу через клеточную стенку корней растений. При активном транспорте этих соединений в растения углеводный компонент может израсходоваться на восполнение затрат энергии при движении против градиента концентрации. Далее арилгликопротеиды (или уже арилпротеиды) везикулярно (или иным способом) попадают в клетку растений, азотсодержащие и оставшиеся углеводные компоненты утилизируются на различные метаболистические нужды, а ставший токсичным фенольный компонент удаляется за пределы клетки, где он идет на формирование лигнина. Факты участия в полимеризации лигнина его аллохтонных структурных компонентов детально описаны Ф. Нордом и В. Шубертом [1965].

Круговорот органических веществ в фитоценозах (естественных и

антропогенных) можно рассматривать как специфическую замкнутую двойную трофическую цепь, в которой утилизация почвенной биотой опада и отпада растений (своеобразное их «поглощение») сопровождается созданием (посредством той же биоты) источника пищи для растений — специфических (гуминовых) соединений.

Если мы считаем справедливым тезис об исключительно большой роли биологического круговорота в функционировании экосистем как наиболее целесообразного и экономного способа естественной реутилизации веществ в живой природе, мы должны прийти к заключению, что теоретически возможен и обсуждаемый здесь более энергетически и структурно эффективный путь углеродного питания растений готовыми блоками органических макромолекул, образующихся при трансформации компонентов органического вещества почв, при содействии почвенной биоты и микоризных грибов. Такое питание позволяет «экономить» энергию за счет использования готовых циклических и ароматических соединений, входящих в состав ассимилируемых растениями структурных и функциональных блоков биологических макромолекул, и, в результате, снижения весьма энергоемкого синтеза этих же структур из простых веществ (углекислого газа, воды, аммиака, нитратов и др.). Иначе говоря, мы можем заключить, что есть все основания для существования концепции органического питания сосудистых растений в наземных и водных экосистемах и круговорота определенных органических молекул в биосфере. В принципе — это возврат на новом научно-методологическом уровне к теории гумусового питания растений А. Тэера. Важной задачей этого направления является выявление факторов и масштабов органического питания и его соотношение с минеральным питанием растений. Мы полагаем, что минеральное питание характерно, во-первых, для структурно и функционально упрощенных (редуцированных) экосистем пионерных стадий сукцессии (при зарастании растительностью геологически «молодых» поверхностей суши) и, во-вторых, для агроэкосистем. Преобладание органического питания — это характерный признак высокоорганизованных устойчивых климаксовых экосистем. Наличие указанного механизма питания растений, увеличивая количество функциональных связей в биоценозах, является фактором повышения стабильности экосистем.

Рассматриваемый взгляд на роль органического вещества почвы в питании растений позволяет более обоснованно подойти к оценке современного сельского хозяйства. Все еще продолжающееся увеличение производства минеральных удобрений и различных биоцидов в сочетании с многократной механической обработкой почв практически низводит почву на уровень гидропонной системы с разрушенной структурой и функцией почвенной биоты и гумуса. Такой путь является тупиковым, он приводит к нарастанию колоссальных затрат энергии ископаемого топлива во всех звеньях сельскохозяйственного производства. Именно поэтому сейчас получают развитие идеи биологического (экологического, альтернативного) земледелия [Кант Г., 1988; Дудкин В. М., Лобков В. Т., 1990, и др.], опирающиеся на восстановление почвы как живой полночленной биологической системы, на отказ от практики максимизации продуктивности сельскохозяйственных культур в пользу принципов устойчивого (сбалансированного) земледелия при минимизации механической обработки почв, высокого качества продукции и повышения биосферных функций агроландшафтов. Концепция органического питания растений может служить теоретической основой для обоснования системы биологического земледелия.

Выводы. 1. Возможность поступления сложных органических молекул (геторoолиго(поли)меров) в растения через корневую систему и их дальнейшая ассимиляция является в настоящее время хорошо до-

казанным фактом. Иначе говоря, высшие растения — факультативные биотрофы.

2. Авторы полагают, что органическое питание высших растений с получением непосредственно или через микоризу из органического вещества почвы структурных компонентов лигнина, а также целиком аминокислот и других органических биологически активных веществ в виде арилгликопротеидных олиго(поли)меров является преобладающим типом питания в природных условиях, обеспечивающим существенный энергетический и структурный выигрыш на уровне экосистем. Этот механизм питания унаследован от самых ранних этапов эволюции биосферы. В целом высшим растениям присущи все основные типы пищеварения по А. М. Уголеву.

3. Корневая система растений при таком взгляде является своеобразным аналогом пищеварительной системе облигатных гетеротрофных организмов — «экзожелудком».

4. Естественное следствие этих положений: в экосистемах в процессе биологического круговорота существенную роль играет круговорот органических соединений (структурных и функциональных блоков биологических макромолекул), многократно используемых на различных трофических уровнях экологических систем для построения прежде всего фитомассы растений и гуминовых веществ почвы.

Summary

A. I. Popov, O. G. Chertov. On trophic function of soil organic matter.

It has been pointed out that a consumption and assimilation of some organic molecules by plant roots has been a well-proved scientific fact nowadays. We suppose that plants obtain structural compartments of lignin, aminoacids and other organic biologically active substances (arenoglycoproteid oligo- or/and polymers) from a soil organic matter directly or through mycorrhizae. This organic nutrition of higher plants has been supposed to be the dominating type of nutrition in natural ecosystems because of energetic and structural gain of an ecosystem level. This nutrition mechanism has been inherited from the early stages of biosphere evolution. The higher plants have all types of digestion by A. M. Ugolev's theory [1991]. So the higher plant roots system is similar to the digestion systems of obligate heteretrophic organisms, and it is an "exo-stomach" of plants. The consequence of these postulates is the presence of the cycle of organic molecules (structural and functional compartments of biological macromolecules) in ecosystems. These compartments can be frequenty used on different trophic levels, first of all for phytomass and humic substances production.

Литература

Александрова И. В. О физиологической активности гумусовых веществ и продуктов метаболизма микроорганизмов // Органическое вещество целинных и освоенных почв. М., 1972. — Александрова Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л., 1980. — Алешин С. Н., Тюнеева Т. Н. О питании растений молекулярными органическими соединениями почвы // Изв. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. 1956. Вып. 2 (12). — Аристовская Т. В. Микробиология процессов почвообразования. Л., 1980. — Ваксман С. А. Гумус: происхождение, химический состав и значение его в природе. М., 1937. — Гришина Л. А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. М., 1986. — Гуминский С. Современные точки зрения на механизм физиологических эффектов, вызываемых в растительных организмах гумусовыми соединениями // Почвоведение. 1968. № 9. — Гуминовые вещества в биосфере. М., 1993. — Данильчик Н. И. Изучение условий образования, химических свойств и биологической активности меланинового пигмента Azotobacter chroococum: Автореф. канд. дис. Вильнюс, Вильнюсский гос. ун-т. 1972. — Дудкин В. М., Лобков В. Т. Биологизация земледелия: основные направления // Земледелие. 1990. № 11. — Дьяконова К. В. Железогумусовые комплексы и их роль в питании растений // Почвоведение. 1962. № 7. — Запрометнова К. М. Пигменты темноокрашенных микромицетов в связи с экологией этих грибов: Автореф. канд. дис. М., МГУ. 1971. — Звягинцев Д. Г., Мирчинк Т. Г. О природе гуминовых кислот почв // Почвоведение. 1986. № 5. — Кант Г. Биологическое растениеводство: возможности биологических агросистем. М., 1988. — Карпухин А. И. Влияние фульвокислот на урожай некоторых сельскохозяйственных растений // Изв. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. 1979. Вып. 2. — Карпухин А. И. Использование растениями железа из железоорганических комплексов // Изв. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. 1980. Вып. 3. — Карпухин А. И. Классификация и номенклатура комплексных соединений почв // Почвоведение. 1990. № 6. — Кефе-

ли В. И., Турецкая Р. Х. Участие природных ауксинов и ингибиторов в росте растений // Агрохимия. 1965. № 1. — Кирюшин Б. Д. Разложение органических соединений в почве и образование гумуса // Сельское хозяйство за рубежом. 1981. № 3. — Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М., 1978. — Климова А. А., Комиссаров И. Д. Влияние гуминовых препаратов на ростовые процессы растений // Гуминовые препараты (науч. труды Тюменского с.-х. ин-та. Т. 14). Тюмень, 1971. — Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М., 1963. — Кононова М. М., Дьяконова К. В. Органические вещества почвы и вопросы питания растений // Почвоведение. 1960. № 3 — Кравков С. П. О развитии корневой системы у растений в зависимости от концентрации почвенного раствора // Материалы по изучению русских почв. СПб., 1899. Вып. 12. — Кравков С. П. Нерастворимые в воде соединения почвы и их участие в процессах питания культурных растений // Биохимия и агрохимия почвенных процессов. (Избранные произведения. К 100-летию со дня рождения С. П. Кравкова). Л., 1978. — Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., 1958. — Курсанов А. Л. Адсорбция ферментов тканями высших растений // Биохимия. 1946. Т. 11, № 4. — Курсанов А. Л., Исаева Е., Потапенко В. К вопросу о физиологическом значении адсорбции ферментов в тканях растений // Биохимия. 1946. Т. 11, № 5. — Курсанов А. Л., Крюкова Н., Седенко Д. Адсорбция органических веществ и ее связь с дыханием // Биохимия. 1948. Т. 13, № 5. — Лыков А. М. Органическое вещество — решающий фактор плодородия дерново-подзолистых почв в интенсивном земледелии // Плодородие почв и пути его повышения. М., 1983. — Лях С. П. Микробный меланиногенез и его функции. М., 1981. — Мишустин Е. Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М., 1975. — Мишустин Е. Н., Шемаханова Н. М., Калининская Т. А. Усвоение молекулярного азота свободноживущими и симбиотическими микроорганизмами // Ресурсы биосферы. Вып. 1. Л., 1975. — Нефедов Г. К вопросу о значении гуминоминеральных соединений как питательной среды для растений // Сельское хоз-во и лесоводство. СПб., 1897. Т. 184, № 1. — Норд Ф., Шуберт В. Биогенез лигнинов // Биогенез природных соединений. М., 1965. — Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М., 1990. — Петербургский А. В. Современные представления о поступлении питательных веществ в растения через корни // Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. 1963. Вып. 84. — Поспишил Ф., Цвикрова М., Грубцова М. и др. Растворимые фенольные и гуминовые вещества почв и их влияние на общий метаболизм у растений // Рост растений и дифференцировка. М., 1981. — Пюльман А., Пюльман Б. От квантовой химии к квантовой биохимии // Горизонты науки. М., 1964. — Ратнер Е. И., Колосов И. И., Ухина С. Ф. и др. Об усвоении растениями аминокислот в качестве источника азота // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1956. № 6. — Ратнер Е. И., Смирнов А. М. Использование метода стерильных культур изолированных корней для изучения усвоения растениями аминокислот // Учен. зап. Тартуск. ун-та. 1966. Т. 185. — Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Метаболизм корней в связи с поглощением и усвоением аминокислот // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. № 6. — Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Ход превращения поглощенных извне аминокислот в корнях кукурузы // Физиол. растений. 1963. Т. 10, № 4. — Рыжиков С. В., Стрелков В. М., Ведерников Ю. П. и др. Фракционный состав продуктов механохимической деструкции гуминовых веществ торфа // Биол. науки. (Науч. докл. высшей школы). М., 1991. Т. 10 (334). — Саиз-Гименес С., Мартин Ф. Химическая структура гумусоподобного пигмента // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 1. — Саламатова Т. С., Зауралов О. А. Физиология выделения веществ растениями / Учеб. пособие. Л., 1991. — Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. — Тюрин И. В. Органическое вещество почв и его роль в плодородии. М., 1965. — Уголев А. М. Теория адекватного питания и трофология. Л., 1991. — Христева Л. А. Влияние гуминовой кислоты на рост растений при различном соотношении питательных веществ в начале развития // Докл. ВАСХНИЛ. 1947. Вып. 10. — Христева Л. А. Роль гуминовой кислоты в питании высших растений и гуминовые удобрения // Труды Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. 1951. Т. 38. — Христева Л. А. Участие гуминовых кислот и других органических веществ в питании высших растений и агрономическое значение этого вида питания // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1955. № 4. — Христева Л. А., Лукьяненко Н. В. Роль физиологически активных веществ почвы — гуминовых кислот, битумов и витаминов B, C, P—P', A и Д в жизни растений и пути их пополнения // Почвоведение. 1962. № 10. — Чертов О. Г. Экология лесных земель. Л., 1981. — Bailly J.-B. Sur la production de substances para-humiques par des micro-organismes du sol lors de l'utilisation de divers composes phenoliques // Agrochimica. 1979. Vol. 23, N 1. — Estermann E. F., McLaren A. D. Contribution of rhizoplane organisms to the total capacity of plants to utilize organic nutrients // Plant a. Soil. 1961. Vol. 15, N 3. — Haider K., Martin J. P. Abbau und Umwandlung von Pflanzenrückständen und ihren Inhaltsstoffen durch die Mikroflora des Bodens // Z. Pflanzenernähr. und Bodenk. 1979. Bd. 142, N 3. — Flaig W. Contributions of soil organic matter in the system soil-plant // Environ. Biogeochem. and Geomicro-

biol. Proc. (3rd Intern. Symp.; Wolfenbütter.) Vol. 2. 1978. — F l a i g W., B e u t e l s p a c h e r H., R i e t z E. Chemical composition and physical properties of humic substences // Soil Components. Vol. 1. Organic Components. Berlin; Heidelberg; New York, 1975. — F l a i g W., S ö c h t i g H. Einfluss organischer Stoffe auf die Aufnahme anorganischer Ionen // Agrockimica. 1962. Bd. 6, N 3. — K o f o e d A. Microbiological activity and soil fertility // Agric. Yield Potentials Contin. Clim. Proc. (16th Colloq. Intern. Potash Inst.). Warsaw, 1981. — L i n h a r e s L. F., M a r t i n J. P. Carbohydrate content of fungal humic acid-type polymers (melanins) // Soil Sci. Soc. Amer. J. 1979. Vol. 43, N 2. — S a i z - J i m e n e z C., M a r t i n F., C e r t A. Low boiling-point compounds produced by pyrolysis of fungal melanins and model phenolic polymers // Soil Biol. and Biochem. 1979. Vol. 11, N 3. — S c h e f f e r F., K i c k u t h R., W i s s e r J. H. Wurzellausseheidgen höherer Pflanzen. 1. Isolierung und Identifizierung der Wurzekausscheidungen von Trifolium pratense L., Medicago sativa L. und Eragrostis curvula (Schrad.) Nees. // Z. Pflanzenernähr. 1962. Bd. 97, H. 1. — S c h n i t z e r M. Humus substances: chemistry and reactions // Soil Organic Matter. / By M. Schnitzer and S. U. Khan. (Development of Soil Sciens. N 8). Ottawa, 1978. — S c h n i t z e r M., P o a p s t P. A. Effects of a soil humic compounds on root initiation // Nature. 1967. Vol. 213, N 5076. — W o l d e n d o r p J. W. The rhizosphere as part of the plantsoil system // Biorheology. 1978. Vol. 15, N 2.

Статья поступила в редакцию 8 июля 1993 г.